

前川文夫*・金子賢一郎**： ギボウシ属の核型の進化

Fumio MAEKAWA* and Kenichiro KANEKO**: Evolution of karyotype in *Hosta* (Liliaceae)

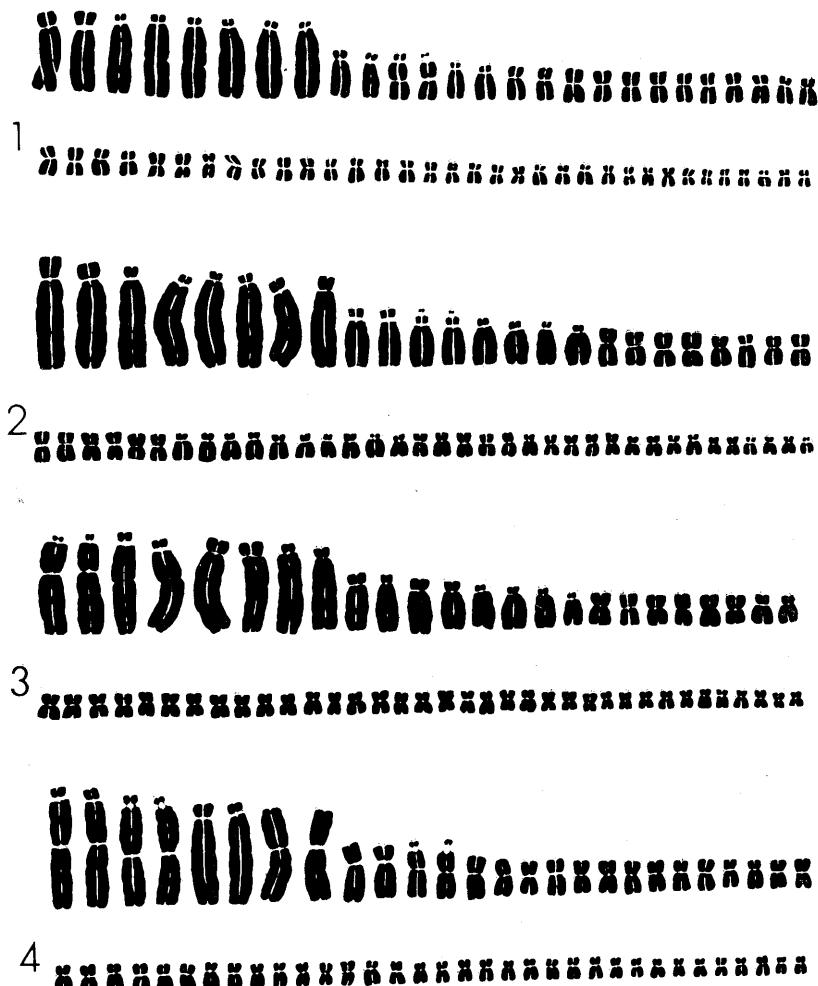
ギボウシ属はユリ科に属し、東亜の特産でとくに日本に分化し、多数の種類と種内変異と種間雑種に富むものである。古く長崎をへて欧洲へ園芸品種が流出し、各地で新たな交配が起って分類を困難にしている。前川は曾てこの属のモノグラフを書いたが(1940)，そこでは雑種という概念が余りとり入れられていなかった。爾来この属の再検討の必要を痛感していたが、昨年金子が、とくに東京大学理学部植物学教室で前川と共に、従来から保存されたモノグラフを書いた資料の生き残り株について、核学的な検討をする機会をえて、共同で考察を進め、ここにきわめて重要な核型の変化の事実を明らかにすることができた。それは前川の提唱する新減少説と先行倍数性説とに足場をとりながら、同時にまた別の進化の機構をさぐりえたことになると思われる所以、ここにそれを述べ、さらにそれを適用してギボウシ属の核型の進化についての一試案を提示し、合せて将来関連を生ずる可能性のある *Yucca*-*Agave* type の核型との比較検討の資料としたく思う。

1) ギボウシ属の基本的な核型について ギボウシ属は種の相違が極めてデリケートであって、古く報告されたいくつかの染色体数については、その学名に残念ながら信を置き難いものがある。たとえば *H. ventricosa* の名で報告されたものは(明峰)，その材料を小石川植物園から入手したといわれるが、前川の経験によれば同園で少くとも昭和初年以降栽培されていたものは、眞の *H. ventricosa* (ムラサキギボウシ) ではなくて、著者のいうオオバギボウシ系 (*H. montana*) のものであった。どうしてこんな顕著なものが誤られていたかは不思議なことであるが、園長であった中井教授がこの学名を使用されていた関係によるものであろう。今ここでは $2n=60$ としてコバギボウシ *H. lancifolia* Engler (熊本県阿蘇外輪山、瀬ノ本産、金子採集、第1図)，及びカンザシギボウシ (*H. capitata* Nakai) (朝鮮慶南白雲山原産。ここはもと東京大学演習林があつたが、中井教授が採集、この株を東京前川宛に送られ、引きつづき前川宅で栽培しているもので、かつて *H. Nakaiana* F. Maekawa として記載したタイプと同一株である。第2図)とを例として述べよう。染色体の固定その他については、金子・前川の東京大学理学部紀要第3類第10編第1報を参照されたい。

両種とともに大型の染色体4対はいずれも次端部に狭窄があって著しく目立つ。次に

* 東京大学理学部植物学教室. Department of Botany, Faculty of Science, University of Tokyo.

** 福岡教育大学. Fukuoka University of Education, Munakata, Fukuoka Pref. Kyushu, Japan.



Figs. 1-4. Somatic chromosomes of *Hosta*. 1. *H. lancifolia* from Senomoto, Kumamoto, $2n=60$; 2. *H. capitata* from Mt. Hakuunzan, Korea, $2n=60$; 3. *H. capitata* from Karamatsu, Okayama, $2n=60$; 4. *H. capitata* from Mt. Taradake, Saga, $2n=60$. $\times 1650$ (from Kaneko 1966, Kaneko & Maekawa 1968)

不連続的に中型の2対がある。さらにこれとやや不明瞭な不連続をへだてて24対の小型染色体があり、いずれも次中部又は次端部に狭窄がある。この小型の染色体は今のところそれぞれの種間で個々の相同性を求ることは困難であるが、大中の二型、ことに大型の4対については、その長さもほぼひとしく、少くともこの4対同志間では相同を保

証してもよからうと思われる。

2) 大型染色体の形態と核型の相違の意味 ところで第3図と第4図の大型4対の形態に注意していただきたい。この二つはともにカンザシギボウシに属するもので、第3図は岡山県の高梁川の石灰岩地帯、新見市唐松の石灰岩層から成る斜面に自生していたものであり(中原清士氏採集、前川栽培)、第4図のものは、長崎・佐賀両県の多良岳の上部に野生化(これを野生化というのは附近に寺院があってこの寺院を中心に分布している点からそれとの関連で導入されたものと考えざるをえないからである)している系統のものである(金子採集の上、栽培のもの)。

形式的な核型の標記に従えば、白雲山のものでは4対がすべて次端部即ちStであるのに、唐松のは次端部は3対だけで、残りの一対は次中部でしかも二次狭窄のあるものといふことで、核型としてはひどく違う。また多良岳のは次端部に1対、次中部で二次狭窄を具えるもの2対、次中部のもの1対で、これまた前二者と異なる核型である。しかしながら、他から割然とはなれているこの大型4対が、相互に相同のものであることは、同一種に属することや、4対の相互に近い大きさからして否定はできない。してみると、ここに考え方を改める必要が起つてくる。それは次中部、次端部、二次狭窄といふ標記は、一体何を基準にしているのかという疑問の再検討である。二次狭窄とは一次の狭窄があって、はじめて二次の名を冠するものではあっても、それは単に中央により近く位置するものを一次と決めたことから起つた、記述上の序列にすぎないといふことがまず注意されねばならない。コバギボウシや白雲山のカンザシギボウシにみられる次端部に狭窄のある形態が、種をえた現時点における基本型だとするならば、唐松における1対、多良岳における2対の次中部に一次狭窄、そして一腕に二次狭窄といふものは、むしろ、一腕の二次狭窄こそ時間的には一次狭窄であって、かえって次中部に入っている記述上の一次狭窄は、逆に時間的には二次的に入った狭窄であることになるであろう。これは単なる記述のみによっている狭窄に対して、比較形態の面から進化的な形成の時間的序列を与えて見直したことになるであろう。そういう眼で唐松の大型の第2対を見ていただきたい。そこには次端部の狭窄による長腕のほぼ中央に軽微なくびれが入りかかっていることに気づかれるだろう。また多良岳の大型第4対の次中部に狭窄のある染色体は、実は時間的な二次の狭窄が成立した後に本来の一次狭窄から先の短腕を reduction によって喪失してしまった状態であると考えられるのである。

3) 染色体の進化の一様式 これはカンザシギボウシがたまたま示した稀有の例外という意見もでよう。しかし私達は同じ属の別種において、これに類する例を別に見出しているので、この染色体4組内で生じている相違は、その地理的な不連続分布ともかみ合わさせて、少くとも次端部に狭窄のある長腕に、二次的に生じた狭窄、並びにその後に生じた短腕の喪失といふ、染色体の reduction による変化であって、これは核型進化的一面を擱んだものと受けとて間違はあるまい。この経過を模式的に図示したのが

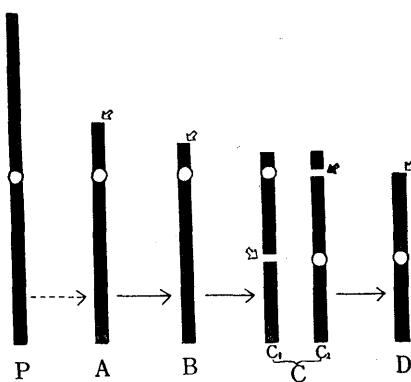


Fig. 5. Schematic representation of the steps of change in form of large chromosomes. P: chromosome of prototype. A: chromosome with subterminal constriction. B: chromosome with terminal constriction. C: satellite chromosome. D: chromosome with median constriction. (from Kaneko and Maekawa 1968)

意味或は機能を喪い、一方これと並行して長腕の中部に新たに狭窄を形成して、染色体は一層小型化することを示したものである。そしてこのDはreductionでまたさらに段々と短かくなって行くであろう。

上のカンザシギボウシの大型4対の染色体の形態の相違から引き出されるところを整頓すれば下のようになる。

- 1) 染色体は狭窄(キネトコアに当る)を新たに作ることがある。
- 2) その場合には一腕の中央部附近に新生される。
- 3) 狹窄が新生されれば、それ以前の狭窄は機能を失って、新狭窄とその染色体における機能上の位置が交代する。
- 4) 上記の結果は単なる記述上の一次、二次狭窄の表現とは一致しないことが多い。
- 5) 旧狭窄から先の部分の短腕(記述上の附隨体)は、reductionによって喪失することも起る。
- 6) この事実は恐らく多くの属に起っており、進化における染色体の役割として重要な意味を持つであろう。
- 7) 以上は染色体の進化における新減少説とも矛盾しない。
- 4) ギボウシの核型の進化とその祖型の推定 ここまでくると、今一つこれを拡大しておきたい。それはDにおける状態がある染色体の一つの出発点であると考えられるならば、Bにおける状態にまで到達する前の状態が当然期待されるということである。

第5図のBからC、Dに及ぶ図である。すなわち、大形4対のさしあたりの原型はBの状態である。唐松及び多良岳における二次狭窄を持つものは、現状としてはC₂の状態に当る。しかし、その生成はC₁のように白い矢印への新たな狭窄の成立と、入れかわって古い狭窄の機能的廃退なのである。同じものを見ながら現状の単なる記述C₂と、その背後にある進化史的な変化の成立の把握による記述C₁との相違がここにある。そしてこの古い短腕を廃棄してreductionが進行すればDであって、これは多良岳の4対中の第4対に明瞭に存在する。かくてB→Dは、本来の狭窄が何等かの原因でその

る。それを示したのが第5図の P→B なのである。すなわち、今日のギボウシ属の大形の染色体は長腕は最大 10μ に及ぶが一方の腕は極端に短かい。しかしこの短かい腕は長年月の間に reduction の結果短腕の段階にまですり減ったものとも考えられる。もしもそれが正しく過去の歴史の跡と一致しているならば、ギボウシ属の大形染色体は少くとも今の長腕を両腕とした、より大型の染色体であったという処まで溯及推定しても大過はなかろうと思われる所以である。

ところで、ここで改めて今一度第1と第2図の染色体を見ていただきたい。そしてこの論文のはじめにも触れたように、大型、中型、小型の三組に区別されることを想起していただきたい。

小型の組は24対であったのである。そしてその染色体の長さは金子の測定によれば、 5μ が最大で、多くは $2\sim3\mu$ 以下であった。この事はこの組がほぼ自然的な一群の染色体に属すること、しかもそれがより大型であったものから、前節に説明したような腕に時間的な二次狭窄が加わって来て、先在している狭窄の機能の喪失が起つたことから生じた可能性をも暗示するのである。

それははじめほぼ中部に狭窄のある、最も典型的な染色体が存在し、やがて夫々の腕のほぼ中部に時間的に二次狭窄を生ずると共に、おそらく早やかれ古い中央の狭窄の機能喪失となり、遂にはそこで切断されてしまうという経過である。こうなれば染色体は旧狭窄の部分を構成していた物質は少なくとも喪失し、一つの染色体が二つに切れてしまうので、数は倍化するが、実質的には明らかに減少している。分断した各腕は、すでに新成した狭窄を持つので、染色体としての行動には何等差支えはない。現在の小型の一組24対がもしもこの経過を経て成立したのであるならば、それを逆に溯った一つ前の段階では小型の染色体のほぼ二倍の長さを持つ、しかし半分の数即ち12対の染色体があったとの推定が可能である。しかもそれが更にもう一度、それ以前に同じカテゴリーの狭窄の機能喪失と切断が起っているとするならば、その祖型は6対の大型染色体群に丁度見合う大きさの染色体群であったとさえ推定できよう。これらの関係を示したのが第6図である。今はこの図の右半分の染色体について現在から溯って説明をつけたのである。

そこでこんどは染色体の進化の方向を述べてみよう。今考えられることは大型4対及び中型2対の染色体の二組（第6図中の斜線をほどこした染色体の組）と、小型の一組24対（同図中の黒ぬりで示した染色体の組）との間に何等かの差があったのではないかということである。ということは、現在中型と小型との間で多少の不鮮明さはあるが、ここに若干の不連続の存在がみとめられるので、大型及び中型合せて6対を一つ組とみなし、残りの24対を一組とすると、祖型では12対のよく似た形態の染色体組が存在したが、その内半分の6対は前者に属し、この前者は染色体の reduction の速度がたいへんおそらく、しかも中央に入った最初の狭窄の機能喪失はなかなか起らず、また一方の腕だ

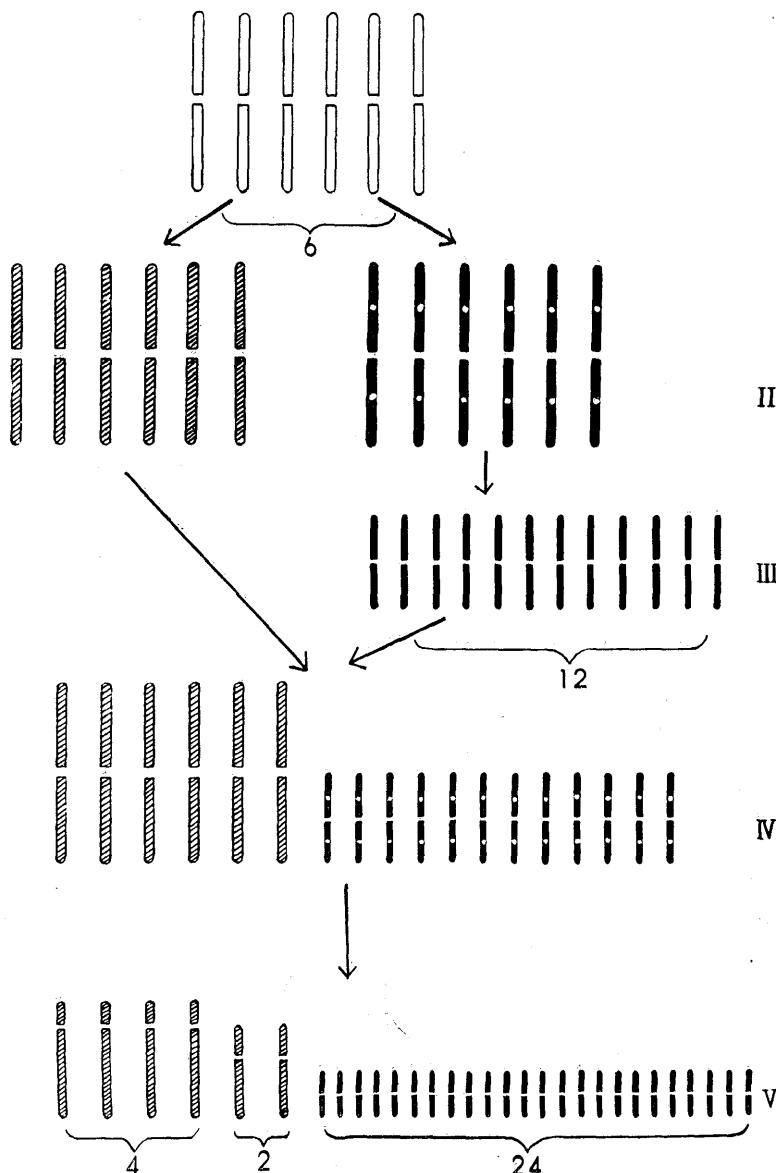


Fig. 6. The diagram of the presumable process in the evolution of *Hosta*-chromosomes.

けが他腕にくらべてより速やかに減少して行く結果、染色体進化の傾向としては一腕の短縮化が主な進化で、長腕をもつ段階になってはじめてそれに時間的の二次狭窄が起ることがおくれてはじまつたと総括することができる。それが第3、第4図でみられた次中部に狭窄をもつ附隨体染色体である。大中二組への分化も恐らくその永い年月間に生じたこの傾向の範囲内で起つた染色体短縮化の量的差異を示るものであらうと思われる。

しかし残りの6対の染色体は、多少とも前6対とは性質に差があったと考えられる。この前者6対と後者6対とが一つの細胞中に共同して入っていることの成立過程は今のところ説明がむずかしい。ことによると6対の染色体を持ったもの同志の間に、何等かの生理的又は地理的隔離があつて、異なる傾向を生じた後に、交雑しさらに倍数化を起すような要因と環境ができる、その結果、異質の前者の6対と後者の6対とが共同して1細胞中にはいっているのかも知れない。第6図のI及びIIはこういう考察を仮りにとった場合として描いてあるが、これについては今はそれ以上にふれない。

とにかく後者の6対の染色体にあっては、前者の6対とは傾向が違つていて、中部の狭窄はその機能喪失と切断とを生じ易く、一方それと関連して、各腕にはほぼ中部に新たな狭窄を生成する傾向が強く、ギボウシ属としての発達の長年月間に、前後2回の旧狭窄の機能喪失とそこからの切断、それにわずかに先だつ腕における新狭窄の形成と機能の譲受けとが起つたとみられるのである。少くとも現在での最も長い一腕は前者群に属する10μほどであるが、後者群もほぼ同様な腕の長さを持っていたとすれば、10μはあったとして差支えがなく、それが切断されて5μとなり、さらに第二回目の同様な切断によって2.5μとなつたことは、数字上機械的に考えることができる。もちろんこの数字よりも大きい小型染色体の存在は、一見この考えと相容れぬようだが、1μに近い染色体の存在と、二次、三次に腕に入る新狭窄が、必ずしも腕を切半するような場所に入るとは限らず、一方には長く、他方には短かく切れることも相当多いであらうから、この点は問題にはなるまい。

こうしてかなり推測を加えながら、現在みる染色体の様相を直接に基盤として、ギボウシの核型の進化を下の如くに序列化することができた。

- 1) 祖型 (Ancestral karyotype of proto-*Hosta*) 6+6 pairs
- 2) 後者群における中部狭窄の機能喪失と染色体の分離、同時に各腕への新狭窄の成立 (Establishment, in the latter group, of secondary constriction and its parallel occurrence of disruption in primary constriction, fig. 6-II & III) 6+12 pairs
- 3) 再び繰返される後者群の同じ機構と現象 (The repetition of the same phenomenon among the latter group, fig. 6-IV) 6+24 pairs
- 4) 前者群中での長年月の減少とその程度の差による大及中両群の成立 (The establishment of major 4 pairs and medium 2 pairs, through the reduction in different

degree, fig. 6-V) 4+2+24 pairs

以上はかなり大胆な解釈と推理であるが、こういう方法、即ち染色体の reduction(部分減少、引きつづく全体消失) が進行して行くのとからみ合って、キネトコア(狭窄)の二次的新成と旧狭窄の機能喪失或は切断とが起るという方法での進化の存在が強く示唆されることを述べた次第である。

文 献

Maekawa, F.: The genus *Hosta*. Journ. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sect. III. Bot. 5 (4): 317-425 (1940). —: Reduction in chromosomes and major polyploidy: their bearing on plant evolution l. c. 8 (10): 377-398 (1963). Kaneko, K. & F. Maekawa: Karyotype-variation and speciation in three species of *Hosta* l. c. 10 (1): 1-11 (1968). 前川文夫: 属または種の中間雜種の進化論的意義, 丘英通(編) ダーウィン進化論百年記念論集: 115-124 (1960).

Summary

A new theory on the process in karyotype evolution is presented. It has the base common with the neo-reduction hypothesis proposed by the senior author and is verified on the morphological and phytogeographical facts discovered in the chromosomes of *Hosta*, mainly in *H. capitata*.

Hosta has usually characteristic 4 pairs of large chromosomes of St type. *H. capitata*, small but distinct species, is distributed disjunctly in southern Corea (Mt. Hakuun-zan), western Honshu (Niimi-city, Prefect. Okayama) and Kyushu (Mt. Taradake), etc. These three clones have different patterns in the said 4 pairs, i.e. St St St St (fig. 2), St St St Sm sc (fig. 3) and St Sm sc Sm sc Sm (fig. 4), respectively. These karyotypes are apparently homologous, though being seen quite different in their diagrammatical presentation.

If we estimate here the secondary development anew in the arm or arms of chromosome, then we must exchange the descriptive order of so called secondary constriction in the mere diagnosis, following the sequential order in evolutional time, as the primary constriction and vice versa. The two phases of the chromosome in these alternative presentation are shown in fig. 5, as the diagram C_1 and C_2 .

Following these assumption, the evolutional sequence of chromosome may safely be formulated as follows: (fig. 5)

Prototype (perhaps median constricted one with long arms) (P in fig. 5) → St type (by the reduction in length for one or two arms) (A in fig. 5) → superficial

satellite chromosome (by the newly established secondary constriction) (C in fig. 5) → smaller Sm type (reduced by the disappearance of satellite) (D in fig. 5) → repetition of the similar process.

If we accept the above mentioned phenomena in the process of evolution, then we can imagine the karyological metamorphosis in *Hosta* as follows:

The prototype of the genus *Hosta* in the chromosome might have two components in type (shown as hatched figures and solid ones in fig. 6-I, respectively). The former was up to continue the normal reduction process, while the latter, was easily influenced by the secondary establishment of new constriction in their arms, followed by the disappearance of primary constriction (kinetocore), which induced the disjunction of chromosome into two and multiplied their number, at least in two times.

Then we can formulate the sequence of the change in number and pattern of the chromosome.

1) 6+6 pairs 2) 6+12 pairs 3) 6+24 pairs.

After then, slight modification, cheafly in reduction in the two pairs among the former group induced the make up of separation into major and medium groups, as 4) 4+2+24=30 pairs.

□ Bell, C. Ritchie: **Plant variation and classification** pp. vii, 135 MacMillan, London 約￥750. 植物の変異と分類の問題を初学者に、概略が分るように企画されている。Fundamentals of Botany Series の一つ。1章: 分類群単位, Toppo ('42), Bold ('56), Salisbury・Parke ('65) の分類系の対照表と分類群の概数計算。2章: 命名法とKeyの性格。3章: 分類系の歴史的発展。4~5章: 変異の実体。隔離, 倍数性, 環境と遺伝性による変異と交雑による新しい組合せ。6章: 分類学的の諸特長。内外形態学, 発生学, 細胞学, 生理学, 化学上のそれ。7章: データの価評とその表現法。polygonal graph 法, scatter diagram 法, phenogram 法など。8章: 溫帶の主要の科の図入り記載。Bessey の系統図付。C. E. Bessey (1845-1915) はフランス系の米国人で, ミシガン農科大学で土木を修めたが, 途中で植物学に志し, そこで温室付の助手となり, 後, ネブラスカ大学の植物学の教授となった。アイオア大学, ミネソタ大学にも関係し, Asa Gray とも親交を結んだが, あまり日本では有名でない。アメリカの大学に顕微鏡など近代機器を導入した最初の人と云われ, Essentials of Botany は教科書として版を重ねた。彼の分類系 (1915) は簡単なものであるが, 近代的であると受取られている。この書の著者も, この分類体系をすすめているように見える。

(津山 尚)